

Morphogenèse foliaire du *Rhus typhina* L. (*Anacardiaceae*)

B. JEUNE

Résumé : Dans la feuille de *Rhus typhina*, les caractéristiques de l'organogenèse diffèrent selon le niveau d'observation : 1. La formation des folioles, éléments de la feuille, est très précoce et implique le fonctionnement de deux centres générateurs placés en un lieu fixe, pendant une phase d'allongement régulier de l'ébauche. 2. La formation des lobes, éléments de la foliole, est au contraire tardive, comme une ondulation progressant rapidement le long du limbe. Si on néglige la référence au lieu d'initiation des éléments latéraux dans la définition du centre générateur intrafoliaire, fixe ou non selon l'utilisation de l'espace disponible, les deux processus sont en fait très semblables. On dira que, dans les deux cas, les éléments latéraux sont formés grâce au fonctionnement de centres générateurs définis par leur rythme, l'ordre et la contiguïté de leurs productions. Cette définition est alors celle donnée par PLANTEFOL pour les centres générateurs de feuilles. Ceci souligne la profonde unité des mécanismes de croissance, au niveau de la tige, de la feuille et de la foliole.

Summary : In the leaf of *Rhus typhina* the features of organogenesis differ according to the level of study : 1. The initiation of leaflets, elements of the leaf, occurs very early and involves the functioning of two generative centres located at a fixed place, during a regular lengthening of the young leaf. 2. On the contrary, the initiation of lobes, elements of the leaflet, occurs late, as an undulation moving quickly along the lamina margin. If we ignore the place of lateral elements in the definition of the intrafoliar generative centres, fixed or not according to the use of the available space, the two processes are very similar. We say that in both cases, the lateral elements are built up by generative centres defined by their rhythm, the order and contiguity of their productions. That is the definition given by PLANTEFOL, for leaf generative centres. This fact underlines the underlying unity of growth mechanism in the stem, the leaf and the leaflet.

Bernard Jeune, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Chez les Dicotylédones, la morphogenèse foliaire, dans le plan du limbe, résulte d'un continuum d'activité méristématique (DUBUC-LEBREUX & SATTler, 1980) à travers l'ensemble du phragmoplastème (HAGEMANN, 1982). Continuum ne signifie pas propriétés homogènes mais variations graduelles de propriétés. Le phragmoplastème, d'abord entièrement méristématique, présente ensuite un territoire de différenciation apparaissant en position apicale et qui progresse vers la base de l'ébauche (FUCHS, 1966). Parfois la différenciation est acropète (JEUNE, 1983).

L'activité méristématique produit les éléments du limbe, de manière ordonnée, régulière, en général grâce au fonctionnement de centres générateurs. Ceux-ci produisent les éléments

latéraux à un rythme constant et un emplacement fixe, de manière acropète ou basipète (JEUNE, 1981). La croissance peut être complexe et présenter sur la même ébauche plusieurs modes différents. Ceci est particulièrement bien mis en évidence par MERRILL (1986) dans son étude de la croissance précoce de feuilles de germinations de frênes. Les premières feuilles, simples, diffèrent, dès le stade initium, des feuilles suivantes qui sont composées, par leur forme et leur mode de croissance. Or, il ne fait pas de doute que ces feuilles simples sont équivalentes à la foliole terminale des feuilles composées. C'est donc une preuve indirecte que l'organogenèse de la feuille composée diffère de celle de ces propres folioles, ce que nous avons reconnu dans une autre espèce du même genre (JEUNE, 1982). De manière générale, l'étude de la morphogenèse foliaire chez les dicotylédones à développement hétéroblastique confirme la complexité du phénomène d'organogenèse (KAPLAN, 1980; BRUCK & KAPLAN, 1980; KANE & ALBERT, 1982; MUELLER & DENGLER, 1984; MEDARD, 1985). A la suite d'une analyse bibliographique détaillée et récente mettant en lumière tous les aspects de cette complexité, CUSSET (1986) est amené à proposer une synthèse en profondeur de la morphogenèse du limbe, aux niveaux physico-chimique et biochimique qui seuls semblent pouvoir intégrer l'ensemble des mécanismes observés, apparemment si divers.

Pour notre part, ayant reconnu que les feuilles de *Rhus typhina* sont du même type que celles de *Fraxinus excelsior* (JEUNE, 1981) nous voudrions examiner si l'on peut ou non considérer l'organogenèse de la feuille et de ses folioles comme deux variantes d'un processus plus général.

Dans ce but, nous mesurerons le rythme et le lieu d'initiation des éléments du limbe puisqu'en dernière analyse ce sont ces caractères qui traduisent le mode de croissance des feuilles.

RÉSULTATS

L'organogenèse est la genèse d'un organe. C'est donc la production des éléments qui constituent cet organe. L'organogenèse cesse quand tous les éléments sont en place, même si la croissance n'est pas alors terminée. Nous verrons donc les périodes pendant lesquelles d'une part les folioles sont produites sur l'ébauche foliaire (organogenèse foliaire) et d'autre part les lobes sont formés sur chaque foliole (organogenèse foliolaire). Les Tableaux 1 et 2 fournissent l'ensemble des mesures utilisées dans cette étude.

TABLEAU 1 : Mesures sur 27 ébauches foliaires. L = longueur (μm); N = nombre de folioles; Da = distance apex foliaire — plus proche élément latéral (μm).

L	N	Da	L	N	Da	L	N	Da
260	4	154	605	14	137	1215	14	350
275	4	126	665	14	159	1265	18	247
275	4	155	670	16	165	1285	16	310
385	8	137	730	16	155	1325	18	243
440	12	121	780	16	176	1380	16	338
500	10	165	825	16	192	2120	14	675
515	14	120	845	14	245	2135	16	703
515	14	126	885	18	148	2230	18	527
550	12	137	1150	16	324	2460	14	810

TABLEAU 2 : Mesures sur 52 ébauches foliolaires. Mêmes explications que pour le Tableau 1.
Db = distance base — plus proche élément latéral (μm).

L	N	Da	Db	L	N	Da	Db
785	6	379	231	1420	21	540	176
790	6	390	220	1485	16	810	160
805	7	434	236	1525	22	810	162
875	14	352	137	1595	20	743	149
925	8	450	236	1660	21	743	149
925	10	357	230	1715	20	797	149
925	10	440	247	1825	22	919	189
935	10	450	203	1850	20	919	189
980	14	429	247	2095	21	1000	162
985	10	500	162	2135	24	703	203
985	12	385	152	2150	26	986	270
1000	10	456	209	2150	26	1013	162
1000	11	467	192	2160	24	1040	189
1010	9	467	247	2225	21	1040	215
1015	12	560	165	2340	22	1216	149
1055	10	478	247	2365	20	1216	149
1070	15	489	181	2565	22	1350	230
1070	19	440	165	2730	21	1527	162
1080	12	467	231	2880	22	1175	297
1110	12	419	216	2975	25	1527	176
1130	15	460	187	2985	21	1203	270
1135	14	500	203	3110	26	1555	283
1245	16	473	162	4730	26	2160	405
1325	14	689	149	4730	26	2160	405
1340	16	527	165	4770	28	2000	243
1350	14	730	135	5835	26	2500	480

ORGANOGENÈSE FOLIAIRE

La feuille adulte peut atteindre 50 cm de longueur (Fig. 1). Cependant les folioles ne sont initiées que sur les très jeunes ébauches de longueur comprise entre 0,2 et 0,7 mm (Fig. 2, 3, A). Cette formation dépend de 2 centres générateurs fonctionnant de manière acropète (Fig. 2) car les folioles sont initiées en un lieu fixe à un rythme constant.

1. Lieu d'initiation des folioles.

Pour 12 jeunes ébauches de longueur inférieure à 0,7 mm, la distance séparant l'apex du limbe de la plus jeune foliole (Da) est étroitement centrée autour de la valeur 0,142 mm (Tableau 3; Fig. 3, B).

Pour 15 ébauches de longueur supérieure à 0,7 mm, par contre, cette distance (Df) augmente régulièrement avec la longueur (L) (Tableau 3; Fig. 3, B). Or ces feuilles ne produisent plus de folioles. Il est hors de doute que la constance de la distance séparant l'apex de la plus jeune foliole (Da) est due à la formation régulière des folioles à un emplacement fixe (Fig. 2).

2. Rythme d'initiation des folioles.

Ces ébauches de longueur inférieure à 0,7 mm ont un allongement que l'on peut admettre exponentiel, comme toute très jeune ébauche (DALE & MILTHORPE, 1983). Il est raisonnable de

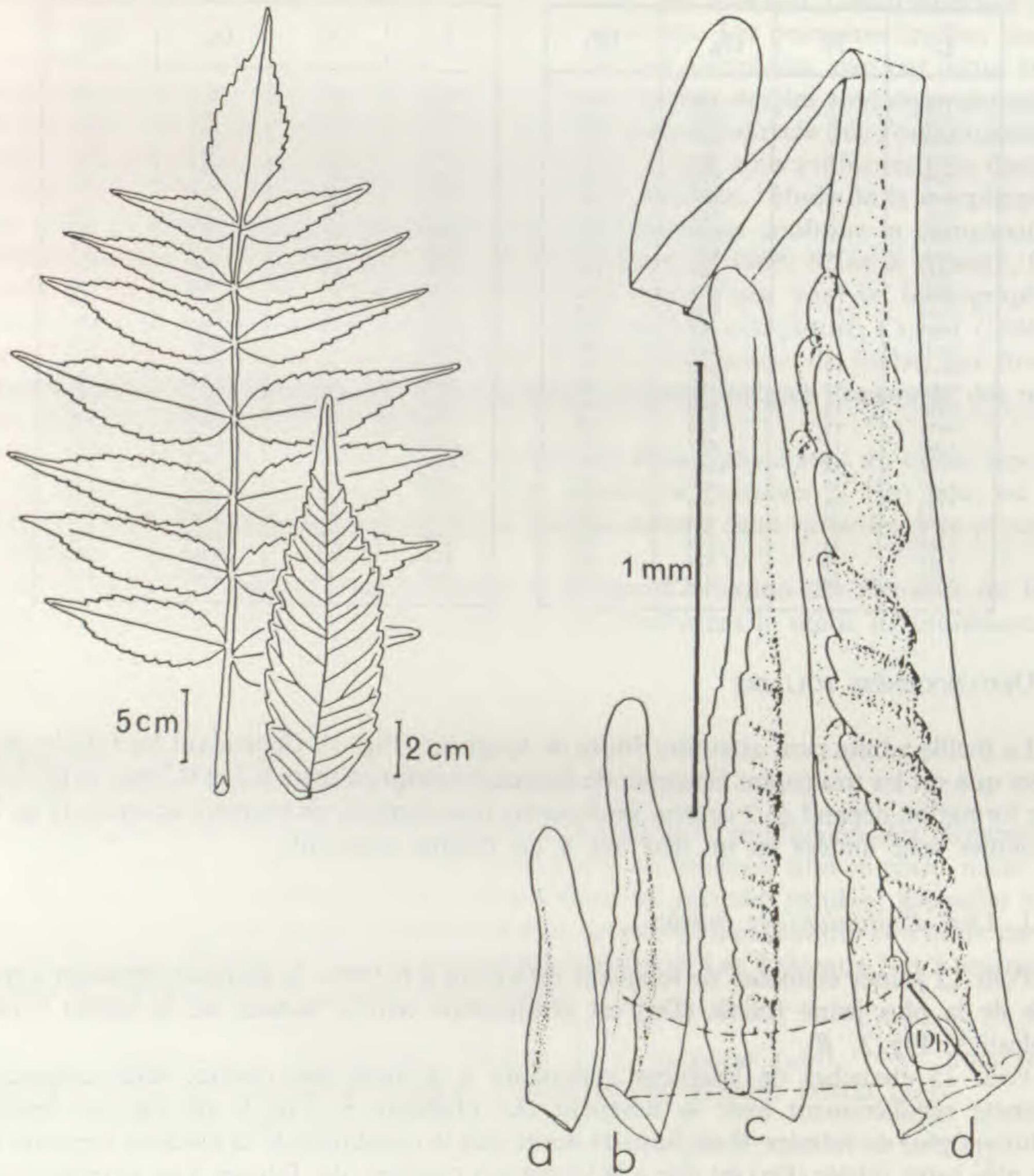


Fig. 1. — **A gauche** : feuille adulte du *Rhus typhina* et l'une de ses folioles (d'après JEUNE, 1981); **A droite** : série de folioles de longueur croissante. Noter la diminution de la distance base — plus proche lobe (Db) entre b et c puis son augmentation entre c et d.

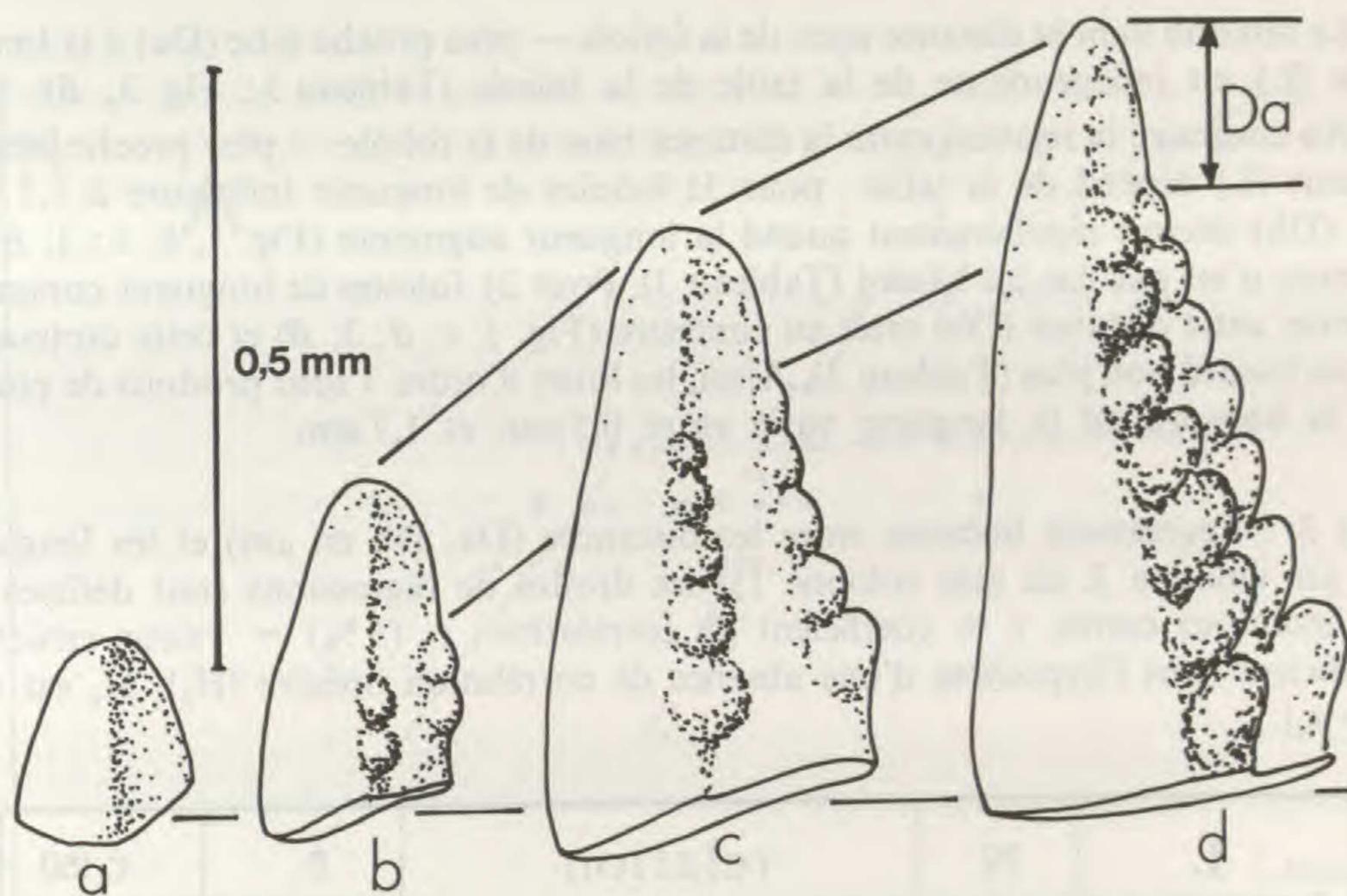


Fig. 2. — Série d'ébauches foliaires de longueur croissante. L'ébauche (d) vient de former ses dernières folioles. Noter la constance de la distance apex — plus proche foliole (D_a) de b à d.

supposer que l'accroissement du nombre des folioles (N) est une fonction logarithmique de la longueur (L) (Tableau 4; Fig. 3, A). Le rythme d'initiation des folioles est donc constant.

REMARQUE : L'échantillon analysé ici donne des résultats pratiquement identiques à ceux obtenus précédemment sur un autre échantillon de 68 feuilles de la même population ($D_f = -0,015L + 134,60$; $rd = 0,129$ et $N = 12,73 \text{ Log}L - 66,15$; $rn = 0,937$; JEUNE, 1981).

ORGANOGENÈSE FOLIOLAIRE

La longueur des folioles adultes est évidemment très inférieure à celle des feuilles; elle ne dépasse pas 15 cm. Pourtant l'initiation de leurs lobes latéraux, beaucoup plus nombreux que les folioles d'une feuille, commence plus tardivement sur des ébauches de longueur comprise entre 0,5 et 6 mm (Fig. 1; 3, A). On doit distinguer deux périodes :

— de 0,5 à 1,7 mm les lobes sont formés de manière ordonnée. Ce sont des lobes d'ordre 1.

— de 1,7 à 6 mm quelques lobes sont formés, intercalés avec les précédents, sans régularité apparente. Ce sont les lobes d'ordre 2, ramifications des lobes d'ordre 1, leur rôle dans la morphogenèse étant faible, nous négligerons ici leur étude.

1. Lieu d'initiation des lobes d'ordre 1.

Leur formation est basipète. C'est peu visible par la simple observation car ils paraissent tous semblables (Fig. 1, b-d), mais les mesures le prouvent nettement.

a) La relation liant la distance apex de la foliole — plus proche lobe (Da) à la longueur de la foliole (L) est indépendante de la taille de la foliole (Tableau 3; Fig. 3, B).

b) Au contraire la relation entre la distance base de la foliole — plus proche lobe (Db) et la longueur (L) dépend de la taille : pour 31 folioles de longueur inférieure à 1,7 mm cette distance (Db) décroît régulièrement quand la longueur augmente (Fig. 1, b, c; 3, B) et cette décroissance n'est pas due au hasard (Tableau 3). Pour 21 folioles de longueur comprise entre 1,7 et 6 mm, cette distance (Db) croît au contraire (Fig. 1, c, d; 3, B) et cette croissance n'est pas due au hasard non plus (Tableau 3). Ainsi, les lobes d'ordre 1 sont produits de plus en plus près de la base quand la longueur varie entre 0,5 mm et 1,7 mm.

TABLEAU 3 : Régressions linéaires entre les distances (Da, Db en μm) et les longueurs (L) (en μm colonne 3, en mm colonne 1); les droites de régressions sont définies au sens des moindres carrés. r = coefficient de corrélation; r_c (5%) = valeur critique de ce coefficient sous l'hypothèse d'une absence de corrélation linéaire (H_0). H_0 est rejetée si $|r| > |r_c|$.

L	N	relation	r	r_c (5%)
Feuilles				
0,2 - 0,7	12	Df = 0,02L + 131,96	0,181	0,576
0,7 - 2,5	15	Df = 0,35L - 118,79	0,952	0,514
Folioles				
0,75 - 1,7	31	Da = 0,49L - 32,48 Db = 297,63 - 0,09L	0,874 - 0,605	0,355 - 0,355
1,7 - 6,0	21	Da = 0,43L + 180,48 Db = 0,07L + 39,29	0,919 0,847	0,433 0,433
(0,75 - 6,0)	(52)	(Da = 0,45L + 19,90)	(0,963)	(0,276)

2. Rythme d'initiation des lobes d'ordre 1.

La relation entre leur nombre (N) et la longueur de la foliole (L) est considérée comme logarithmique (Fig. 3, A). Le rythme de formation de ces lobes peut être considéré comme constant.

L'organogenèse foliolaire apparaît donc sensiblement différente de l'organogenèse foliaire. Indépendamment du sens de formation (acropète ou basipète) l'initiation des lobes est tardive et à un emplacement variable, comme dans le cas du Frêne (JEUNE, 1982).

Les mesures montrent pourtant des similitudes entre feuille et foliole : leurs éléments latéraux (folioles ou lobes d'ordre 1) sont formés de manière ordonnée, à un rythme constant, sur des ébauches très jeunes.

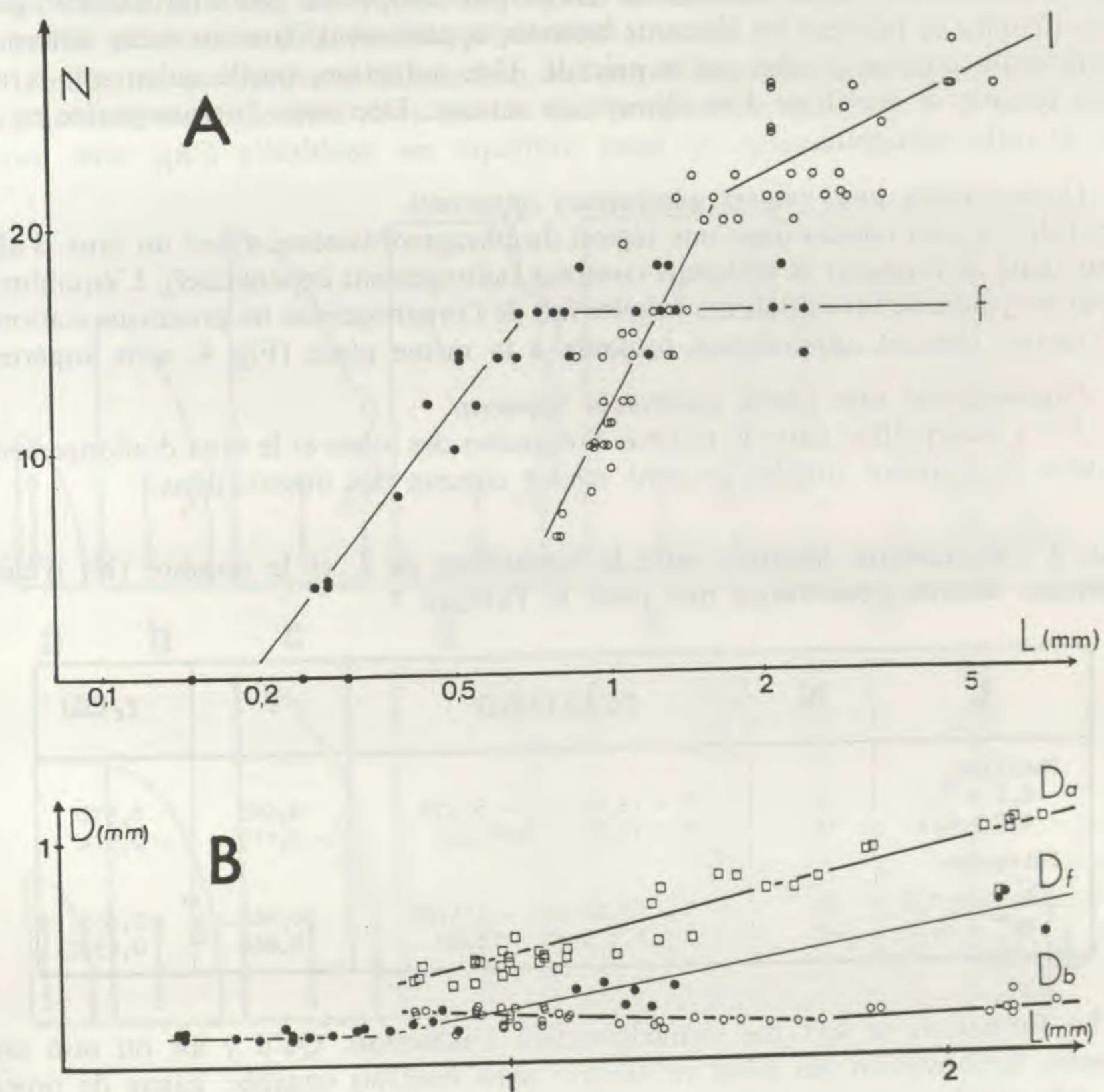


Fig. 3. — A. variations du nombre (N) de folioles (f) ou de lobes (l) selon la longueur (L) respectivement des feuilles ou des folioles. L'échelle des longueurs (L) est logarithmique; B, variations de la distance (D), apex foliaire — plus proche foliole (D_f), apex foliaire — plus proche lobe (D_a), base foliolaire — plus proche lobe (D_b) selon la longueur (L) de l'organe considéré. — Toutes les droites représentées sont définies au sens des moindres carrés.

INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Un même organe, la jeune ébauche foliaire, présente successivement deux modes de croissance différents pour l'unité (la feuille) et la sous-unité (la foliole). Nous devons nous demander si ces deux mécanismes ne sont pas les variantes d'un processus unique; les différences apparentes n'étant alors dues qu'aux modalités d'application de ce processus, différentes pour la feuille et la foliole.

Que reste-t-il de commun si nous ne tenons pas compte du lieu d'initiation? : dans les deux cas (feuilles et folioles) les éléments latéraux apparaissent dans un ordre déterminé, le plus jeune étant contigu à celui qui le précède. Une induction, quelle qu'en soit la nature, active ou passive, se manifeste d'un élément au suivant. Décrivons l'organogenèse en tenant compte de cette contiguïté.

— *Organogenèse avec centres générateurs apparents.*

Les folioles sont initiées dans une région du phragmoblastème ayant un taux d'allongement par unité de longueur et de temps constant (allongement exponentiel). L'équilibre entre ce taux et le rythme de formation des folioles fait de l'organogenèse un processus stationnaire, chaque nouvel élément apparaissant toujours à la même place (Fig. 4, série supérieure).

— *Organogenèse sans centre générateur apparent.*

Ici, il y a déséquilibre entre le rythme d'initiation des lobes et le taux d'allongement. Au moins deux explications simples peuvent rendre compte des observations :

TABLEAU 4 : Régressions linéaires entre le logarithme de L et le nombre (N) d'éléments latéraux. Mêmes explications que pour le Tableau 3.

L	N	relation	r	r _c (5%)
Feuilles				
0,2 - 0,7	12	$N = 12,42\text{Log}L - 65,33$	0,960	0,576
0,7 - 2,5	15	$N = 19,59 - 0,48\text{Log}L$	- 0,117	- 0,514
Folioles				
0,75 - 1,7	31	$N = 18,34\text{Log}L - 115,25$	0,861	0,355
1,7 - 6,0	21	$N = 4,67\text{Log}L - 13,60$	0,640	0,433

1. La formation ne suit pas immédiatement l'induction. Qu'il y ait ou non un état stationnaire, la formation des lobes est tardive mais une fois engagée, gagne de proche en proche, très rapidement, les différents centres d'induction (Fig. 4, série médiane).

2. La formation suit immédiatement l'induction mais celle-ci est tardive et le premier élément formé apparaît loin de la base. Les rythmes d'induction et de formation sont rapides et les lobes successifs apparaissent de plus en plus près de la base (Fig. 4, série inférieure).

Cette seconde explication est moins spéculative que la première dans la mesure où elle ne nécessite pas l'indépendance entre induction et formation.

Il est toujours souhaitable de disposer du schéma explicatif le plus simple, applicable au plus grand nombre de cas. D'après ce qui précède nous pouvons fournir un tel schéma, en adoptant l'explication la plus économe en hypothèses. Pour cela remarquons que l'induction progresse en sens inverse de l'allongement, deux situations extrêmes pouvant se présenter :

a) L'induction est précoce, sur une ébauche très petite, près de l'extrémité organogène. Il s'établit alors un équilibre dynamique entre les 2 processus de sens opposés, l'allongement et l'induction, celle-ci n'étant pas possible quand le volume de phragmoblastème disponible pour

l'organogénèse est inférieure à une valeur critique; d'où l'apparition des éléments en un lieu fixe, le centre générateur (Fig. 4, série supérieure).

b) L'induction est tardive et débute loin de l'extrémité organogène. L'important volume de phragmoblastème disponible alors permet une progression rapide de l'induction et de la formation, sans qu'il s'établisse un équilibre entre le rythme d'induction et le taux

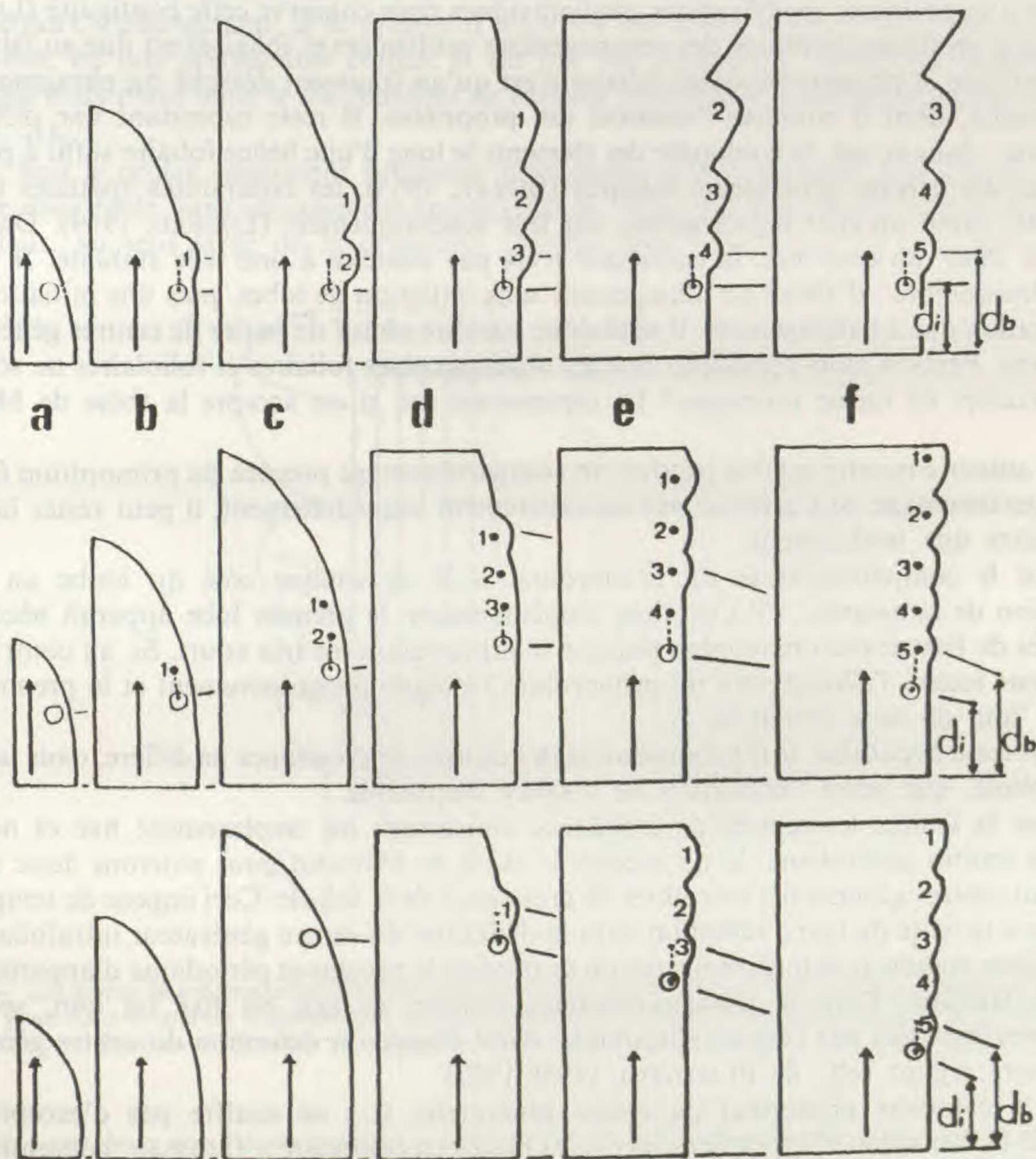


Fig. 4. — Schémas explicatifs de la lobation des feuilles ou folioles à croissance basipète. Signification des flèches représentées dans chaque demi-ébauche. En trait plein : sens de l'allongement. En tireté : sens de l'induction morphogène. O : zone d'induction morphogène; ● : centre induit mais à développement tardif; d_i : distance base-centre d'induction; d_b : distance base-plus proche lobe. Série supérieure : organogénèse avec centre générateur apparent. Série médiane : organogénèse sans centre générateur apparent et avec décalage entre induction et formation. Série inférieure : organogénèse sans centre générateur apparent et sans décalage entre induction et formation.

d'allongement. Il n'y a alors pas de lieu fixe d'apparition des éléments latéraux (Fig. 4, série inférieure).

Le critère de contiguïté, essentiel ici, fut également jugé primordial par PLANTEFOL (1946-1947) pour l'établissement de sa théorie des hélices foliaires multiples ainsi que par WARDLAW (1965) pour l'explication du fonctionnement de ses « growth centres ». La microchirurgie provoque d'importantes modifications phyllotaxiques mais conserve cette contiguïté (LOISEAU, 1969). Cette profonde similitude des organogenèses caulinaires et foliaires est due au fait, nous semble-t-il, que le phragmoblastème foliaire n'est qu'un fragment détaché du phragmoblastème caulinaire, dont il conserve l'essentiel des propriétés. Il reste cependant une différence importante : dans la tige, la contiguïté des éléments le long d'une hélice foliaire suffit à prouver l'existence des centres générateurs foliaires (BUVAT, 1955), les contraintes spatiales (espace disponible) ayant un effet régularisateur sur leur fonctionnement (LOISEAU, 1959). Dans une foliole de *Rhus*, au contraire, la contiguïté n'est pas associée à une telle stabilité. Il y a un double déséquilibre : d'abord un allongement sans initiation de lobes, puis une initiation sans compensation due à l'allongement. Il peut donc paraître abusif de parler de centres générateurs dans ce cas. Peut-on alors considérer que les organogenèses foliaires et foliolaires ne sont que deux variantes du même processus ? La réponse est oui si on accepte la thèse de MÉDARD (1985).

Cet auteur a montré qu'il se produit un compartimentage précoce du primordium foliaire. Ce compartimentage ne s'exprime pas nécessairement immédiatement, il peut rester latent et n'apparaître que tardivement.

Ainsi le compartimentage du primordium isole de chaque côté du limbe un centre d'induction de croissance. S'il s'exprime immédiatement le premier lobe apparaît nécessairement près de l'extrémité organogène puisque le primordium est très court. Si, au contraire, ce centre reste latent, l'allongement du primordium l'éloigne progressivement et le premier lobe apparaît loin de cette extrémité.

Sous cette hypothèse, le fonctionnement des centres de croissance ne diffère, dans la feuille ou la foliole, que selon l'utilisation de l'espace disponible.

Dans la feuille, les centres de croissance conservent un emplacement fixe et nous les appelons centres générateurs. Si on accepte la thèse de MÉDARD nous pouvons donc appeler également centres générateurs les centres de croissance de la foliole. Ceci impose de tempérer la référence à la fixité du lieu d'initiation dans la définition du centre générateur intrafoliaire et à le considérer comme le lieu géométrique où se produit le processus périodique d'apparition des éléments latéraux. Dans le phragmoblastème foliaire, ce lieu est fixe ou non, selon les contraintes imposées par l'espace disponible. Ainsi élargie, la définition du centre générateur intrafoliaire rejoint celle de PLANTEFOL (1946-1947).

« Un caractère primordial du centre générateur, (...) ne souffre pas d'exception : il provoque la formation d'appendices *successifs* placés en *contiguïté* » (LOISEAU, communication personnelle).

Ainsi, une définition élargie du centre générateur intrafoliaire présente-t-elle un double avantage :

1. Comparable à la définition du centre générateur caulinaire de PLANTEFOL, elle illustre la similitude des organogenèses foliaire et caulinaire ;

2. Elle peut s'appliquer également bien à des organogenèses du type de celle de la foliole ou de la feuille de *Rhus typhina*.

On peut préciser cette définition élargie du centre générateur intrafoliaire de la façon suivante :

— Soit le centre générateur est à un emplacement fixe en raison d'un équilibre dynamique entre le taux d'allongement et le rythme d'initiation des lobes. C'est le centre générateur, au sens strict, de nos précédentes études. Il est fixe par rapport à l'extrémité organogène de l'ébauche mais placé dans le flux continu de cellules contribuant à l'allongement de l'ébauche (Fig. 5, A).

— Soit le centre générateur progresse rapidement vers l'extrémité organogène, utilisant l'espace disponible, sans allongement appréciable de l'ébauche (Fig. 5, B). Il s'agit d'un centre générateur, au sens large de la définition adoptée plus haut.

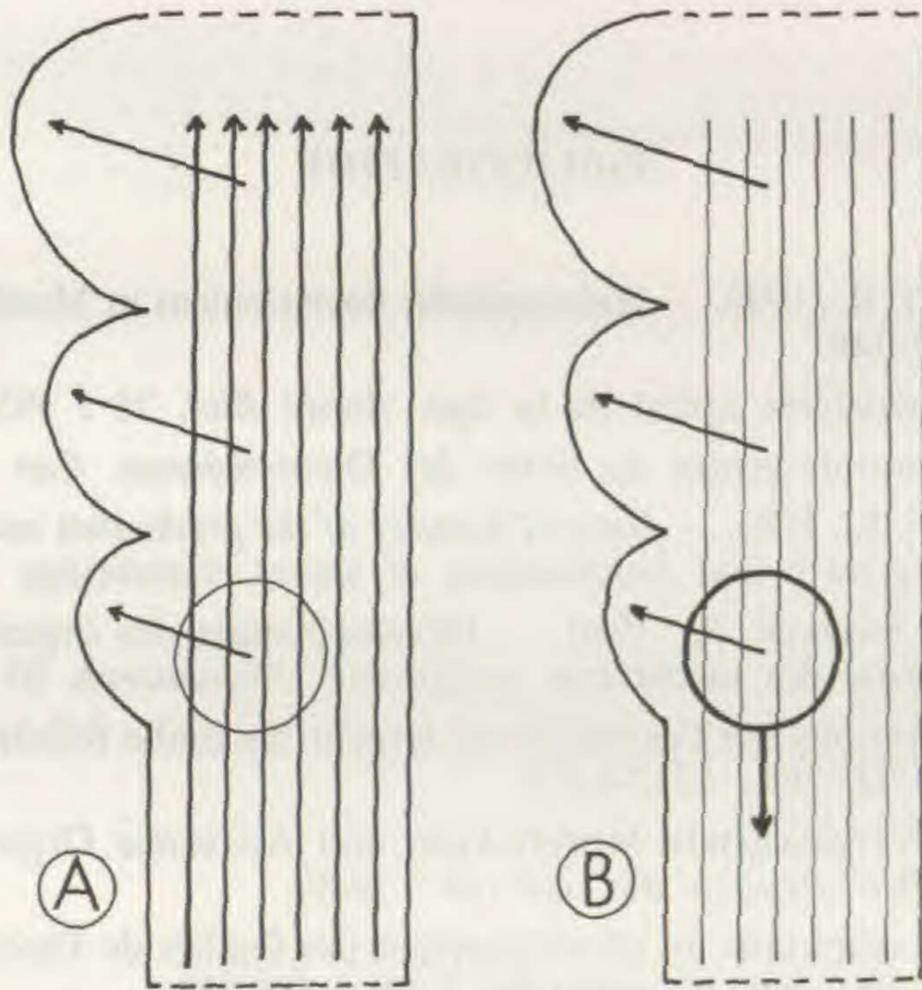


Fig. 5. — Les modes de fonctionnement extrême des centres générateurs intrafoliaires : A, centre générateur apparent, fixe, placé dans le courant d'allongement de l'ébauche ; B, centre générateur mobile, fonctionnant à allongement constant. — Pour un observateur situé dans le centre générateur, la situation serait identique en A ou en B.

Entre ces deux situations extrêmes, tous les intermédiaires sont possibles. Dans le cas des folioles de *Rhus*, par exemple, on peut supposer que l'allongement se poursuit pendant le déplacement rapide du centre générateur.

Nous devons noter qu'il n'y a aucune différence de nature entre le centre générateur au sens strict et au sens large. En effet, la différence n'est visible que pour l'observateur, lequel est extérieur au processus. Si on considère un référentiel associé au centre générateur il n'y a absolument aucune différence entre les situations A et B de la Figure 5. On ne peut pas, dans

ces conditions, distinguer entre un centre immobile dans un flux cellulaire et un centre mobile dans une nappe fixe de cellules.

Ainsi, si on admet l'existence des centres générateurs au sens strict, on doit également considérer comme possible celle des centres générateurs au sens large. De ce fait, les organogenèses foliaire et foliolaire du *Rhus typhina* ne seraient que deux modalités d'un même mécanisme.

Une conséquence est que la morphogenèse foliolaire ne serait en rien comparable à celle des fasciations, s'il est vrai que celles-ci résultent d'un étirement du point végétatif en une ligne végétative accompagnée d'une multiplication des centres de croissance, comme l'a avancé PLANTEFOL (1971, 1976, 1981, par ex.).

REMERCIEMENTS : MM. les Professeurs CUSSET et LOISEAU ont fait plus que corriger ce manuscrit. Je tiens à les remercier pour leur aide précieuse.

BIBLIOGRAPHIE

- BRUCK, D. K. & KAPLAN, D. R., 1980. — Heterophyllic development in *Muehlenbeckia* (Polygonaceae). *Am. J. Bot.* 67 : 337-346.
- BUVAT, R., 1955. — Le méristème apical de la tige. *Année Biol.* 31 : 595-656.
- CUSSET, G., 1986. — La morphogenèse du limbe des Dicotylédones. *Can. J. Bot.* 64 : 2807-2839.
- DALE, J. E. & MILTHORPE, F. L., 1983. — *General features of the production and growth of leaves.* In DALE & MILTHORPE, *The growth and functioning of leaves.* Cambridge Univ. Press, p. 151-178.
- DUBUC-LEBREUX, M. A. & SATTler, R., 1980. — Développement des organes foliacés chez *Nicotiana tabacum* et le problème des méristèmes marginaux. *Phytomorph.* 30 : 17-32.
- FUCHS, C., 1966. — Observations sur l'extension en largeur du limbe foliaire de *Lupinus albus*. *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D*, 263 : 1212-1215.
- HAGEMANN, W., 1982. — Vergleichende Morphologie und Anatomie Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? *Ber. Deutsch Bot. Ges.* 84 : 79-89.
- JEUNE, B., 1981. — Modèle empirique du développement des feuilles de Dicotylédones. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^e sér., sect. B, Adansonia* 3 (4) : 433-459.
- JEUNE, B., 1982. — La morphogenèse des feuilles de *Fraxinus excelsior*. *Bull. Soc. Bot. France* 129 : 283-292.
- JEUNE, B., 1983. — Étude biométrique du développement des folioles de *Parkinsonia aculeata* (Leguminosae). *Can. J. Bot.* 61 : 87-92.
- KANE, M. E. & ALBERT, L. S., 1982. — Environment and growth regulator effects on heterophylly and growth of *Proserpinaca intermedia* (Haloragaceae). *Ann. Bot.* 13 : 73-85.
- KAPLAN, D. R., 1980. — Heteroblastic development in *Acacia*. Morphological and morphogenetic implications. *La Cellule* 73 : 137-203.
- LOISEAU, J. E., 1959. — *Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées.* Thèse Etat, Paris et *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e sér., 20 : 1-214.
- LOISEAU, J. E., 1969. — *La phyllotaxie.* Ed. Masson, Paris, 1 vol., 223 p.
- MÉDARD, R., 1985. — *La morphogenèse foliaire du Manioc, Manihot esculenta Crantz (Euphorbiaceae,*

Crotonoideae) : organogenèse comparée de la forme normale et de formes variantes stables et approche microchirurgicale des étapes de la détermination foliaire. Thèse Etat, Strasbourg, 170 p., 65 pl.

MERRILL, E. K., 1986. — Heteroblastic seedlings of green ash. II. Early development of simple and compound leaves. *Can. J. Bot.* 64 : 2650-2661.

MUELLER, P. A. & DENGLER, N. G., 1984. — Leaf development in the anisophyllous shoots of *Pellionia daveauana* (Urticaceae). *Can. J. Bot.* 62 : 1158-1170.

PLANTEFOL, L., 1946-1947. — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e sér., 7 : 158-229 et 8 : 1-71.

PLANTEFOL, L., 1971. — Sur le fonctionnement de la tige fasciée du Lierre (*Hedera helix* L.) : confirmation des notions de ligne végétative et de bandes initiales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 273 : 473-478.

PLANTEFOL, L., 1981. — Sur une tige curieusement anormale de Salsifis (*Tragopogon porrifolius* L.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 292 : 947-952.

WARDLAW, C. W., 1965. — *Leaves and buds : Mechanisms of local induction in plant growth*. Cell differ. Morph., Int. lecture Course. Wageningen : 96-119.